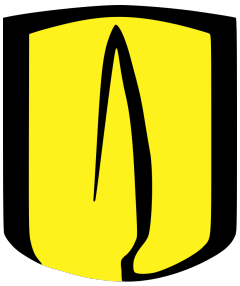
Modelo estocástico de la evolución fenotípica

Un acercamiento desde la teoría de juegos y el cálculo estocástico



Andrés Hernández Vargas

Departamento de Física
Universidad de los Andes

Tesis presentada para optar por el grado de
Físico

Facultad de Ciencias 3 de agosto de 2023

Me gustaría dedicar esta tesis a mis amados padres, a mi hermano y a mi hermana, quienes me han apoyado y acompañado durante todos estos años.

Declaración

Declaro que esta tesis es producto de un trabajo de investigación original. Todo lo escrito fue realizado de forma individual y no ha sido presentado para la obtención de ningún otro titulo. Se hicieron las respectivas citaciones bibliográficas de aquellos resultados encontrados por otros autores.

Andrés Hernández Vargas
3 de agosto de 2023

Reconocimientos

En primer lugar, me gustaría agradecer a mis padres y hermanos, quienes han estado a mi lado durante toda mi vida y me han aportado con sus consejos, paciencia y cariño. En segundo lugar, quisiera agradecerle a mi asesor de tesis Juan Manuel Pedraza por sus consejos y su guía durante la realización de este documento. En tercer lugar, quiero agradecer a todas las personas que me han acompañado durante estos años universitarios. Especialmente a aquellos con quienes he forjado una amistad tanto académica como personal.

Abstract

En el presente proyecto de grado se hizo un modelo estocástico de la evolución fenotípica partiendo de la teoría clásica de la dinámica del replicador y planteando una ecuación de Langevin asociada. Con el fin de hacer esto se encontró y demostró, como un resultado novedoso, una ecuación general para calcular la magnitud del ruido blanco independiente del tiempo. Para llegar a esta ecuación general se utilizaron conceptos básicos del cálculo estocástico de Itô y las ecuaciones de Langevin.

Índice general

Índice de figuras XIII

Índice de cuadros XV

1. Preliminares matemáticos 1

1.1. Teoría de la Probabilidad . . . 1
1.1.1. Distribuciones de probabilidad discretas . . . 1
1.1.2. Distribuciones de probabilidad continuas . . . 2
1.1.3. Varianza y desviación estándar . . . 3
1.1.4. Momentos centrados y momentos no centrados . . . 4
1.1.5. Función generadora de momentos y función característica . . . 5
1.1.6. Covarianza y coeficiente de correlación . . . 6
1.2. Movimiento Browniano . . . 7
1.2.1. Movimiento Browniano como fenómeno físico . . . 8
1.2.2. Movimiento Browniano según Einstein . . . 8
1.2.3. Movimiento Browniano según Langevin . . . 12
1.3. Transformadas integrales . . . 14
1.3.1. Transformada de Fourier . . . 14
1.3.2. Transformada inversa de Fourier . . . 15
1.3.3. Transformada bilateral de Laplace . . . 16
1.3.4. Transformada bilateral inversa de Laplace . . . 16
1.4. Ecuación de Langevin . . . 16
1.5. Teorema de Wiener-Khinchin . . . 17
1.6. Cálculo Estocástico de Itô . . . 18
1.6.1. Relación entre el ruido blanco y el proceso de Wiener . . . 18
1.6.2. Álgebra de diferenciales de Itô . . . 19
1.6.3. Lema de Îto . . . 19
1.6.4. Fórmula de Feynman-Kac . . . 20

2. Teoría de juegos evolutiva **23**
2.1. Dinámica de selección dependiente de la frecuencia 23
2.1.1. Dinámica de selección para dos estrategias 24
2.2. Juegos de dos jugadores 25
2.2.1. Tipos de estrategias para dos jugadores 26
2.3. Equilibrio de Nash 27
2.4. Estrategia evolutivamente estable 27
2.5. Dinámica del replicador 28

3. Modelos evolutivos basados en ecuaciones de tipo Langevin **31**
3.1. Ecuación de Langevin para dos estrategias evolutivas genéricas 31
3.2. Magnitud del ruido blanco 32
3.2.1. Magnitud del ruido blanco independiente del tiempo 33
3.3. Ecuación de Langevin de la dinámica del replicador para dos estrategias . . 35
3.3.1. Interpretación de la ecuación de Langevin de la dinámica del replicador para dos estrategias 36
3.3.2. Algunos casos especiales de interés biológico 37
3.4. Conclusiones 38

Bibliografía **41**

Índice de figuras

Índice de cuadros

2.1. Matriz de pagos de un juego genérico de dos estrategias 25

Capítulo 1

Preliminares matemáticos

En este primer capítulo se introducen los conceptos básicos matemáticos necesarios para entender los temas tratados a lo largo de esta tesis. Aún así se asume que el lector está familiarizado con conocimientos básicos de teoría de conjuntos , cálculo, probabilidad y ecuaciones diferenciales. No es necesario tener conocimientos técnicos de análisis matemático y de la teoría de la medida aunque pueden ser de utilidad para tener un mayor entendimiento del tema.

1.1. Teoría de la Probabilidad

La teoría de la probabilidad se puede abordar de muchas formas. En esta tesis se procede a usar una visión intuitiva de la misma para tener un entendimiento más natural y práctico de la probabilidad. Ahora se procede a hacer un breve resumen de algunas de las herramientas probabilísticas que van a ser usadas durante esta tesis. Para tener una visión más completa de la teoría de la probabilidad se pueden consultar [DS12] y [Jac10].

1.1.1. Distribuciones de probabilidad discretas

La probabilidad total de que uno o más eventos mutuamente excluyentes ocurran, de manera natural, se define como la suma de las probabilidades de cada evento. Esto tiene como consecuencia que la suma de todas las probabilidades de todos los eventos posibles (espacio muestral) deba ser igual a 1.

Es decir que

$$\sum_{x=0}^{\infty} P(x) = 1 \tag{1.1}$$

Valor esperado de una distribución discreta

El valor esperado de una variable aleatoria x se puede entender como el promedio ponderado de todos los posibles resultados en un espacio muestral. Este se define de la siguiente forma

$$\langle x \rangle = \sum_{x=0}^{\infty} xP(x) \tag{1.2}$$

En general se tiene que el valor esperado de una función $f(x)$ es:

$$\boxed{\langle f(x) \rangle = \sum_{x=0}^{\infty} f(x)P(x)} \tag{1.3}$$

Es importante tener en cuenta que la notación para el valor esperado puede variar dependiendo de la fuente bibliográfica que se consulte. Debido a esto se resalta la igualdad de las siguientes notaciones $\langle x \rangle = E[x] = \bar{x}$. Las cuales en algunos casos pueden ser intercambiadas en esta tesis por cuestiones de claridad.

1.1.2. Distribuciones de probabilidad continuas

De manera similar que en el caso discreto se tiene que la suma de todas las probabilidades en el caso continuo debe ser 1. Debido a que se tiene un espacio continuo ahora se utilizan integrales en lugar de sumatorias. Para que esta definición tenga sentido se debe tener en cuenta que la integración se debe hacer sobre todo el dominio y que adicionalmente el integrando ρ es una función conocida como densidad de probabilidad.

$$\int_{-\infty}^{\infty} \rho(x)\, dx = 1 \tag{1.4}$$

Valor esperado de una distribución continua De manera análoga al caso discreto, el valor esperado se define como

$$\langle x \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} x\rho(x)\, dx \tag{1.5}$$

En general, también de manera análoga, se tiene que el valor esperado de una función $f(x)$ es:

$$\boxed{\langle f(x) \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} f(x)\rho(x)\, dx} \tag{1.6}$$

1.1.3. Varianza y desviación estándar

Habiendo entendido la importancia del valor esperado se pueden definir otras magnitudes estadísticas de igual importancia. La primera de ellas es la varianza y la segunda es la desviación estándar. Es importante notar que no se hace diferencia entre el caso discreto y el continuo porque las definiciones son las mismas.

Varianza

La varianza de una variable aleatoria x con valor esperado $\mu = \langle x \rangle$ se define como

$$\boxed{Var(x) = \sigma^2 = \langle (x-\mu)^2 \rangle} \tag{1.7}$$

Esta es una medida de dispersión de la muestra estudiada. Lo que quiere decir que mide qué tan lejos está un conjunto de números de su valor promedio.

Desviación estándar

Aunque la definición de varianza tiene sentido matemático, usualmente se utiliza una magnitud derivada de la anterior conocida como la desviación estándar. Esta se define como la raíz cuadrada de la varianza. Es decir:

$$\boxed{\sigma = \sqrt{\langle (x-\mu)^2 \rangle}} \tag{1.8}$$

Al igual que la varianza, la desviación estándar también es una medida de dispersión de los datos. La ventaja de esta última es que tiene las mismas unidades de medida que los datos y por esto es que es preferida en muchos casos.

Método de cálculo para la varianza

Ocasionalmente es necesario calcular la varianza, pero esto puede resultar difícil así que aquí se demuestra una forma de calcularla fácilmente.

$$\begin{aligned} \sigma^2 &= \langle (x - \langle x \rangle)^2 \rangle \\ &= \langle x^2 - 2x\langle x \rangle + \langle x \rangle^2 \rangle \\ &= \langle x^2 \rangle - 2\langle x \rangle \langle x \rangle + \langle x \rangle^2 \\ &= \langle x^2 \rangle - 2\langle x \rangle^2 + \langle x \rangle^2 \\ &= \langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2 \end{aligned} \tag{1.9}$$

Entonces se obtiene la forma más eficiente de calcular la varianza. A continuación se escribe la fórmula por separado para poder consultarla más fácilmente.

$$\boxed{\sigma^2 = \langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2} \tag{1.10}$$

1.1.4. Momentos centrados y momentos no centrados

Momentos centrados

Dada una variable aleatoria x denotamos su valor esperado como μ y definimos su n-esimo momento central como

$$\boxed{\mu_n = \langle (x - \langle x \rangle)^n \rangle = \langle (x - \mu)^n \rangle} \tag{1.11}$$

Teniendo en cuenta esta definición se procede a enunciar los primeros 5 momentos centrales (centrados con respecto a la media) comenzando desde $n = 0$ hasta $n = 4$:

1. $(n = 0) \implies \mu_0 = 1$
2. $(n = 1) \implies \mu_1 = 0$
3. $(n = 2) \implies \mu_2 = \langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2$
4. $(n = 3) \implies \mu_3 = \langle x^3 \rangle - 3\mu \langle x^2 \rangle + 2\mu^3$
5. $(n = 4) \implies \mu_4 = \langle x^4 \rangle - 4\mu \langle x^3 \rangle + 6\mu^2 \langle x^2 \rangle - 3\mu^4$

Teniendo los primeros momentos centrados se pueden definir dos magnitudes estadísticas de importancia:

Asimetría estadística

La asimetría simétrica conocida en ingles como *"Skewness"* es una medida de la asimetría de la distribución de probabilidad con respecto a su media. Esta se define como:

$$\boxed{\frac{\mu_3}{\sigma^3} = \frac{\langle (x - \mu)^3 \rangle}{\sigma^3}} \tag{1.12}$$

Curtosis

La curtosis es una medida de la concentración de valores cerca de la media y cerca de los extremos de la distribución. Esta se define como:

$$\boxed{\frac{\mu_4}{\sigma^4} = \frac{\langle (x-\mu)^4 \rangle}{\sigma^4}} \tag{1.13}$$

Momentos no centrados

Dada una variable aleatoria x se define su n-esimo momento no centrado como $\langle x^n \rangle$. Tomando $n = 1$ se obtiene la media, la cual es el momento no centrado más importante.

1.1.5. Función generadora de momentos y función característica

Función generadora de momentos

Dada una variable aleatoria x la función generadora de momentos se define para cada numero real t como

$$\boxed{M_x(t) = \langle e^{tx} \rangle} \tag{1.14}$$

Es interesante notar que la definición anteriormente dada es valida tanto en el caso de las distribuciones continuas como en el de las discretas. Aún así puede ser de utilidad enunciar la relación existente entre la función generadora de momentos de una distribución continua con densidad de probabilidad $f(x)$ y la transformada bilateral de Laplace, cuya definición se da en la sección (1.3.3).

$$M_x(t) = \langle e^{tx} \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} e^{tx} f(x)\, dx = F(t) \tag{1.15}$$

Función característica

Dada una variable aleatoria x la función característica se define para cada número real t como

$$\boxed{\varphi_x(t) = \langle e^{itx} \rangle} \tag{1.16}$$

De manera similar, la definición anteriormente dada de la función característica es valida tanto en el caso de distribuciones continuas como discretas. En este caso, la relación para distribuciones continuas se da entre la función característica de una distribución continua

con densidad de probabilidad $f(x)$ y la transformada de Fourier, cuya definición se da en la sección (1.3.1).

$$\varphi_x(t) = \langle e^{itx} \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} f(x) e^{itx}\, dx = \hat{f}(t) \tag{1.17}$$

Relación entre la función generadora de momentos y la función característica

La relación existente entre la función generadora de momentos y la función característica de una variable aleatoria x puede ser entendida como

$$\boxed{\varphi_x(-it) = M_x(t)} \tag{1.18}$$

Esto formalmente puede ser entendido como una rotación de Wick.

1.1.6. Covarianza y coeficiente de correlación

Covarianza

Sean x, y dos variables aleatorias con valores esperados finitos y sean estos valores esperados μ_x y μ_y respectivamente. Entonces la covarianza se define como

$$\boxed{Cov(x,y) = \langle (x-\mu_x)(y-\mu_y) \rangle} \tag{1.19}$$

La covarianza entre dos variables aleatorias mide a qué grado las dos variables varían en conjunto. Es decir que la covarianza entre dos variables aleatorias x y y mide en que grado x y y tienden a ser grandes al mismo tiempo (en este caso la covarianza es positiva) o a qué grado tiende a ser grande mientras la otra es pequeña (en este caso la covarianza es negativa). En caso de que la covarianza sea igual a 0 se dice que las variables son independientes.

Método de cálculo para la covarianza

Con cierta regularidad es necesario calcular la varianza, pero esto puede resultar difícil razón por lo cual se demuestra una forma fácil de calcularla.

$$\begin{aligned} Cov(x,y) &= \langle (x-\mu_x)(y-\mu_y) \rangle \\ &= \langle xy - x\langle y \rangle - y\langle x \rangle + \langle x \rangle \langle y \rangle \rangle \\ &= \langle \langle xy \rangle - \langle x \rangle \langle y \rangle - \langle y \rangle \langle x \rangle + \langle x \rangle \langle y \rangle \rangle \\ &= \langle xy \rangle - \langle x \rangle \langle y \rangle \end{aligned} \tag{1.20}$$

Entonces se obtiene una forma más eficiente de calcular la covarianza. A continuación se escribe la fórmula por aparte para poder consultarla más fácilmente.

$$\boxed{Cov(x,y) = \langle xy \rangle - \langle x \rangle \langle y \rangle} \tag{1.21}$$

Coeficiente de Correlación de Pearson

El coeficiente de correlación de Pearson mide lo mismo que la covarianza. La ventaja es que esta está normalizada por la raíz cuadrada de las varianzas de las variables aleatorias y por lo tanto es una magnitud adimensional.

$$\boxed{C_{xy} = \frac{Cov(x,y)}{\sqrt{Var(x)Var(y)}} = \frac{Cov(x,y)}{\sigma_x \sigma_y} = \frac{\langle xy \rangle - \langle x \rangle \langle y \rangle}{\sigma_x \sigma_y}} \tag{1.22}$$

A lo largo de esta tesis se define la convención de que cuando se haga referencia al coeficiente de correlación de Pearson solo se usará el término coeficiente de correlación.

Debido a que es una magnitud normalizada, el coeficiente de correlación solo puede tomar valores en el siguiente intervalo:

$$-1 \leq C_{xy} \leq 1 \tag{1.23}$$

Es importante notar que el coeficiente de correlación solo mide la relación linear de las variables aleatorias. De esta forma se puede entender su interpretación de una forma más sencilla como el grado en que dos variables aleatorias tienden a desviarse de sus valores esperados.

1.2. Movimiento Browniano

El movimiento Browniano es un fenómeno físico de gran importancia debido a que su entendimiento llevó a la formalización del cálculo estocástico. Este es aplicado en una gran variedad de disciplinas que van desde la física y la biología hasta las finanzas. En las siguientes secciones se hace una explicación detallada del movimiento Browniano. Para tener un entendimiento más profundo del movimiento Browniano se recomienda revisar [CKW04] y [Gar04].

1.2.1. Movimiento Browniano como fenómeno físico

El movimiento aleatorio de partículas suspendidas en un fluido es un fenómeno fisco que llamó la atención de varios científicos a lo largo de los siglos. Estos hicieron algunas descripciones muy vagas y poco profundas del fenómeno debido a que no se le daba la suficiente importancia. Debido a esto, solo se comenzó a estudiar este fenómeno de forma sistemática hasta el año 1827 cuando el botánico Robert Brown consideró inicialmente que el movimiento se debía a manifestaciones de vida. Después de experimentar con varios tipos de fluidos y partículas llegó a la conclusión de que el origen del movimiento no estaba relacionado con manifestaciones biológicas. La conclusión más importante a la que llegó fue que era un movimiento extremadamente irregular. El entendimiento de este fenómeno no avanzaría mucho más hasta la llegada del modelo realizado por Albert Einstein en 1905.

El movimiento Browniano es un fenómeno físico que se define como el movimiento aleatorio de partículas suspendidas en un medio fluido (gas o liquido). Este movimiento se produce como consecuencia de las frecuentes colisiones de la partícula en cuestión con las moléculas del fluido en la que está suspendida. Es importante notar que debido a los principios de la teoría cinética de los gases, las moléculas del fluido siempre deben estar en constante movimiento, lo cual da una explicación racional y lógica de la causa del movimiento aleatorio de las partículas suspendidas en el fluido. Este movimiento es complicado de describir de forma determinista debido a que es completamente irregular e impredecible. Debido a esto es que se recurre a una descripción probabilística en términos de impactos estadísticamente independientes que sean extremadamente frecuentes.

El movimiento Browniano puede ser modelado y simulado como una caminata aleatoria. Debido a esto al tomar intervalos de tiempo cada vez más pequeños se obtiene una mejor aproximación del fenómeno. Entonces en el límite para intervalos infinitamente pequeños se tiene un modelo exacto. Este límite resulta ser un proceso estocástico de Wiener.

1.2.2. Movimiento Browniano según Einstein

En el año 1905 Albert Einstein hizo varios descubrimientos que cambiaron la historia de la física (este año es conocido como el *annus mirabilis* de Einstein). Entre estos descubrimientos estuvo su formulación matemática del movimiento Browniano la cual, a su vez, lo llevó a demostrar matemáticamente la existencia de moléculas y átomos. En su articulo original, partiendo de la teoría cinética de los gases y de una ecuación de difusión, Einstein encontró una expresión del desplazamiento cuadrático medio de una partícula Browniana.

Einstein para llegar a su modelo tomó en cuenta las siguientes suposiciones:

1. Cada partícula individual tiene un movimiento independiente del movimiento de todas las demás partículas del sistema.

2. Para un intervalo de tiempo lo suficientemente grande el movimiento de una partícula en un instante específico es independiente del movimiento de esa misma partícula en cualquier otro instante de tiempo. Es decir que para un intervalo de tiempo τ muy pequeño en comparación con los intervalos de tiempo medibles se tiene que el movimiento de una partícula en un instante t es independiente de un movimiento de la partícula en un instante $t \pm \tau$.

3. Según la mecánica estadística la energía cinética media de una partícula Browniana en equilibrio es igual a $\langle \frac{1}{2} m\dot{x}^2 \rangle = \frac{1}{2} m \langle \dot{x}^2 \rangle = \frac{1}{2} k_b T$.

4. Análisis del fenómeno en una dimensión debido a que matemáticamente es mucho más sencillo y no implica pérdida de generalidad.

Ahora, teniendo los supuestos anteriores, se define un marco de referencia cuyo origen se posiciona en donde la partícula esté en un instante inicial. Teniendo esto se define Δ como el cambio en la posición de la partícula en un tiempo τ. Debido a que se está analizando el fenómeno en una dimensión el desplazamiento de la partícula sigue una caminata aleatoria en una dimensión. Debido a las suposiciones hechas por Albert Einstein, la probabilidad de que la partícula se mueva hacia la derecha (positivo) o hacia la izquierda (negativo) son iguales. Por lo tanto se define una densidad de probabilidad que representa la posibilidad de que la partícula se mueva hacia un lado o el otro. Esta depende de los cambios en la posición Δ y del tiempo τ en el que esto ocurre, es decir, que se tiene una función $\phi(\Delta, \tau)$ la cual debe cumplir que:

$$\int_{-\infty}^{\infty} \phi(\Delta, \tau)\, d\Delta = 1 \tag{1.24}$$

Adicionalmente, como el desplazamiento hacia un lado o el otro es equiprobable se debe cumplir que $\phi(\Delta, \tau) = \phi(-\Delta, \tau)$. Es decir que $\phi(\Delta, \tau)$ es una función par con respecto a Δ.

Teniendo en cuenta la paridad de la función ϕ se tiene que el valor esperado de la función $\phi(\Delta, \tau)$ es 0. Esto debido a que $\Delta\phi(\Delta, \tau)$ es una función impar. Es decir que:

$$\int_{-\infty}^{\infty} \Delta\phi(\Delta, \tau)\, d\Delta = \langle \Delta \rangle = 0 \tag{1.25}$$

Por otra parte la varianza es:

$$\int_{-\infty}^{\infty} \Delta^2 \phi(\Delta, \tau)\, d\Delta = \langle \Delta^2 \rangle - \langle \Delta \rangle^2 = \langle \Delta^2 \rangle - 0 = \langle \Delta^2 \rangle \tag{1.26}$$

Siguiendo este argumento de manera inductiva se tiene que todos los momentos impares son iguales a 0 mientras que los pares son diferentes de 0.

Ahora, se define f como el número de partículas por unidad de volumen entre x y $x+dx$ en un tiempo t. Es decir que $f(x,t) = \frac{N(x,t)}{V}$. De esta forma se tiene que:

$$f(x,t) = \frac{N(x,t)}{V} \implies f(x,t+\tau) = \frac{N(x,t+\tau)}{V} \tag{1.27}$$

Por lo tanto el cambio en f con respecto a N es:

$$df(x,t+\tau) = \frac{dN(x,t+\tau)}{V} \tag{1.28}$$

Ahora bien por la conservación del número de partículas se debe cumplir que:

$$dN(x,t+\tau) = N(x+\Delta,t)\phi(\Delta,\tau)\,d\Delta \tag{1.29}$$

Por lo tanto se llega a que:

$$df(x,t+\tau) = \frac{N(x+\Delta,t)\phi(\Delta,\tau)\,d\Delta}{V} \tag{1.30}$$

Como se esta analizando una unidad de volumen, se tiene que $V = 1$.

Por lo tanto se tiene que:

$$df(x,t+\tau) = N(x+\Delta,t)\phi(\Delta,\tau)\,d\Delta \tag{1.31}$$

Entonces al integrar a ambos lados sobre todo el espacio se llega a que:

$$f(x,t+\tau) = \int_{-\infty}^{\infty} f(x+\Delta,t)\phi(\Delta,\tau)\,d\Delta \tag{1.32}$$

Entonces se hace una expansión de Taylor con respecto a τ en el lado izquierdo de la ecuación y con respecto a Δ en el lado derecho de la ecuación de forma que se tiene que:

$$f(x,t) + \tau\frac{\partial f}{\partial t} + O(\tau^2) = \int_{-\infty}^{\infty}\left((f(x,t) + \Delta\frac{\partial f(x,t)}{\partial x} + \frac{\Delta^2}{2!}\frac{\partial^2 f(x,t)}{\partial x^2} + \ldots\right)\phi(\Delta,\tau)\,d\Delta \tag{1.33}$$

Por lo tanto al distribuir la integral se tiene que:

$$f(x,t)+\tau\frac{\partial f}{\partial t}+O(\tau^2)=f(x,t)\int_{-\infty}^{\infty}\phi(\Delta,\tau)\,d\Delta+\frac{\partial f(x,t)}{\partial x}\int_{-\infty}^{\infty}\Delta\phi(\Delta,\tau)\,d\Delta + \frac{1}{2}\frac{\partial^2 f(x,t)}{\partial x^2}\int_{-\infty}^{\infty}\Delta^2\phi(\Delta,\tau)\,d\Delta+\ldots \quad (1.34)$$

Entonces al hacer uso de las ecuaciones 1.24, 1.25 y 1.26 se llega a que:

$$f(x,t)+\tau\frac{\partial f}{\partial t}+O(\tau^2)=f(x,t)+\frac{1}{2}\frac{\partial^2 f(x,t)}{\partial x^2}\langle\Delta^2\rangle+(\text{momentos pares}) \quad (1.35)$$

Por lo tanto se tiene que

$$\tau\frac{\partial f}{\partial t}+O(\tau^2)=\frac{1}{2}\frac{\partial^2 f(x,t)}{\partial x^2}\langle\Delta^2\rangle+(\text{momentos pares}) \quad (1.36)$$

Ahora, suponiendo que momentos pares son de orden τ^2 o superior, se hace la siguiente aproximación:

$$\tau\frac{\partial f}{\partial t}\approx\frac{1}{2}\frac{\partial^2 f}{\partial x^2}\langle\Delta^2\rangle \quad (1.37)$$

Entonces tomando $D=\frac{1}{2\tau}\langle\Delta^2\rangle$ se tiene

$$\frac{\partial f}{\partial t}=D\frac{\partial^2 f}{\partial x^2} \quad (1.38)$$

La cual es una ecuación de difusión donde D es el coeficiente de difusión de traslación. Matemáticamente esta ecuación diferencial se soluciona utilizando funciones de Green. Utilizando este método se obtiene la solución fundamental de la ecuación. Adicionalmente, suponiendo que en el origen en el instante inicial había N partículas se tiene que la solución es:

$$f(x,t)=\frac{N}{\sqrt{4\pi Dt}}e^{\frac{-x^2}{4Dt}} \quad (1.39)$$

Teniendo esto solo hace falta encontrar el valor de la constante D. Para esto se calcula el desplazamiento cuadrático medio. Este viene dado por:

$$\sqrt{\langle x^2\rangle}=\sqrt{2Dt} \quad (1.40)$$

Esto implica que:

$$D = \frac{\langle x^2 \rangle}{2t} \tag{1.41}$$

Reemplazando, finalmente se llega a que:

$$D = \frac{k_b T}{6\pi\mu R} \tag{1.42}$$

1.2.3. Movimiento Browniano según Langevin

En el año 1908 Paul Langevin hizo un planteamiento matemático del movimiento Browniano. Este, aunque diferente al que Einstein había hecho unos años antes, resultó ser de gran utilidad para tener un mayor entendimiento del fenómeno. Lo primero que hizo fue plantear la ecuación de movimiento de una partícula esférica con comportamiento Browniano haciendo uso de la segunda ley de Newton. Para esto él primero hizo las siguientes suposiciones:

1. Existe una fuerza de arrastre viscoso que evita que la partícula se mueva con libertad total. Matemáticamente esto se denota como $-\beta\dot{x}(t)$. En este modelo se asume que el coeficiente de arrastre viscoso β sigue la ley de Stokes.

   a) La ley de Stokes dice que la fuerza de fricción F_d (fuerza de viscosidad de Stokes) sobre una esfera pequeña que se mueve en un fluido viscoso cumple la siguiente relación $F_d = \beta\dot{x}(t) = 6\pi\mu R\dot{x}(t)$. En donde μ es la viscosidad dinámica del fluido y R es el radio de la esfera. Es decir que $\beta = 6\pi\mu R$.

2. Existe una fuerza fluctuante dependiente del tiempo $F(t)$ que proviene de los impactos que recibe la partícula de las moléculas presentes en el fluido. En la actualidad a este término se le conoce como el ruido blanco de la ecuación.

   a) La fuerza $F(t)$ es independiente de la posición $x(t)$.

   b) La variación en $F(t)$ es extremadamente rápida comparada con la variación en $x(t)$. Esta variación se puede expresar como $\langle F(t_1)F(t_2)\rangle = 2\beta k_b T\delta(t_1 - t_2)$ en donde $\delta(t)$ es la función generalizada delta de Dirac, t_1 y t_2 son dos momentos diferentes de tiempo y la constante $2\beta k_b T$ se conoce como densidad espectral. Esta depende de la temperatura T, la constante de Boltzmann y el coeficiente de arrastre viscoso β.

   c) Debido a que la fuerza $F(t)$ es muy irregular se supone que el valor esperado de la fuerza es $\langle F(t)\rangle = 0$

3. De los principios de la mecánica estadística se sabe que la energía cinética media de una partícula Browniana en equilibrio es igual a $\langle \frac{1}{2} m\dot{x}^2 \rangle = \frac{1}{2} m \langle \dot{x}^2 \rangle = \frac{1}{2} k_b T$.

Entonces teniendo en cuenta los supuestos anteriores y al usar la segunda ley de Newton ($\vec{F} = m\vec{a}$) se llega a la siguiente ecuación de movimiento

$$m\ddot{x}(t) = -\beta \dot{x}(t) + F(t) \tag{1.43}$$

Multiplicando en ambos lados de la ecuación por $x(t)$ se tiene que

$$m\ddot{x}(t)x(t) = -\beta \dot{x}(t)x(t) + F(t)x(t) \tag{1.44}$$

Notando que se cumplen las siguientes identidades

$$\dot{x}x = \frac{1}{2}\frac{d}{dt}x^2 \qquad \& \qquad \ddot{x}x = \frac{1}{2}\frac{d}{dt}\left(\frac{d}{dt}x^2\right) - \dot{x}^2 \tag{1.45}$$

Se llega a

$$\frac{m}{2}\frac{d}{dt}\left(\frac{d}{dt}x^2\right) - m\dot{x}^2 = -\frac{\beta}{2}\frac{d}{dt}x^2 + Fx \tag{1.46}$$

Es importante recordar que las ecuaciones (1.43) y (1.46) hacen referencia al análisis de una sola partícula. Por lo tanto para obtener la solución del sistema macroscópico se recurre a métodos estadísticos. Por esta razón se toma el promedio de la ecuación (1.46) para obtener la siguiente relación.

$$\frac{m}{2}\frac{d}{dt}\left(\frac{d}{dt}\langle x^2 \rangle\right) - m\langle \dot{x}^2 \rangle = -\frac{\beta}{2}\frac{d}{dt}\langle x^2 \rangle + \langle Fx \rangle \tag{1.47}$$

Debido a la suposición (2) se tiene que la posición y la fuerza no están correlacionadas. Por lo tanto se tiene que $\langle Fx \rangle = 0$.

Ahora, utilizando la suposición (3) en la ecuación (1.47) se llega a que

$$\frac{m}{2}\frac{d}{dt}\left(\frac{d}{dt}\langle x^2 \rangle\right) + \frac{\beta}{2}\frac{d}{dt}\langle x^2 \rangle = k_b T \tag{1.48}$$

Tomando $z = \frac{d}{dt}\langle x^2 \rangle$ se llega a la ecuación diferencial $\frac{m}{2}\frac{dz}{dt} + \frac{\beta}{2} z = k_b T$ cuya solución es dada por $z = Ce^{-\beta t/m} + \frac{2k_b T}{\beta}$ y donde C es una constante de integración. Según estimaciones hechas por Paul Langevin el término exponencial se acerca rápidamente a 0 para valores

de t superiores a 10^{-8} segundos lo cual en la práctica puede considerarse como un proceso inmediato. Debido a que el proceso se considera inmediato este término se puede aproximar a cero. De forma que se tiene que una buena aproximación es tomar $z = \frac{2k_bT}{\beta}$.

Ahora integrando z con respecto a t desde un tiempo inicial cero hasta un tiempo t se tiene que:

$$\begin{aligned} \int_0^t z\,dt &= \int_0^t \frac{d}{dt}\langle x^2\rangle\,dt \\ &= \langle x^2\rangle - \langle x_0^2\rangle \\ &= \langle \Delta x^2\rangle \end{aligned} \tag{1.49}$$

De manera análoga se integra el otro lado de la ecuación

$$\int_0^t \frac{2k_bT}{\beta}\,dt = \frac{2k_bT}{\beta}t \tag{1.50}$$

Lo que nos lleva a la ecuación

$$\langle \Delta x^2\rangle = \frac{2k_bT}{\beta}t \tag{1.51}$$

Ahora bien, si identificamos que $D = \frac{k_bT}{6\pi\mu R}$ se llega a la misma relación encontrada por Albert Einstein en 1905.

1.3. Transformadas integrales

Las transformadas integrales son funciones que mapean una función en un espacio funcional a otra función en otro espacio funcional. Usualmente este tipo de transformaciones se hacen debido a que puede ser más sencillo analizar una función en el otro espacio funcional.

En esta sección se habla únicamente de los conceptos necesarios para esta tesis. Para mayor información sobre el tema consultar [Aco22].

1.3.1. Transformada de Fourier

La transformada de Fourier es una transformada integral que toma una función que depende del tiempo y la transforma en una función que depende de la frecuencia. Esta se puede definir de muchas maneras pero dependiendo del contexto hay definiciones más útiles que otras. A continuación se enuncian las dos más utilizadas.

Primera definición (Probabilidad)

Esta primera definición es utilizada con mayor frecuencia en contextos de la teoría de la probabilidad para calcular funciones características.

$$\boxed{\hat{f}(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} f(t) e^{i\omega t}\, dt} \tag{1.52}$$

Segunda definición (Física)

Esta segunda definición es utilizada con mayor frecuencia en el contexto de física e ingeniería para el entendimiento de señales.

$$\boxed{\hat{f}(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} f(t) e^{-i2\pi\omega t}\, dt} \tag{1.53}$$

1.3.2. Transformada inversa de Fourier

La transformada inversa de Fourier toma una función que depende de la frecuencia y la transforma en una función que depende del tiempo. Como su nombre lo indica es la función inversa de la transformada de Fourier. Es decir que revierte la transformada anterior. Al igual que con la transformada se tiene que la transformada inversa puede tener múltiples definiciones y algunas pueden ser de mayor utilidad en diferentes contextos.

Es importante notar que la primera definición de transformada inversa de Fourier que se da corresponde a la primera definición de transformada de Fourier dada anteriormente. Teniendo en cuenta esto la segunda definición de transformada inversa de Fourier que se da corresponde a la segunda definición de transformada de Fourier.

Primera definición (Probabilidad)

Esta definición es utilizada con frecuencia en la teoría de la probabilidad como consecuencia directa de la aplicación de la primera definición de la transformada de Fourier.

$$\boxed{f(t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}(\omega) e^{-i\omega t}\, d\omega} \tag{1.54}$$

Segunda definición (Física)

De manera análoga, esta definición es utilizada con frecuencia en la teoría del análisis de señales.

$$\boxed{f(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}(\omega) e^{i2\pi\omega t}\, d\omega} \tag{1.55}$$

1.3.3. Transformada bilateral de Laplace

La transformada bilateral es ampliamente utilizada en la teoría de la probabilidad al estudiar las funciones generadoras de momentos de distribuciones continuas y en el análisis de señales electromagnéticas . Esta se define como

$$\boxed{F(s) = \int_{-\infty}^{\infty} e^{-st} f(t)\, dt} \tag{1.56}$$

Es interesante notar que esta transformada puede considerarse como una generalización de la transformada de Fourier. La demostración de esto es sencilla debido a que solo es necesario tomar $s = i2\pi\omega$ y se obtiene la segunda definición de la transformada de Fourier.

1.3.4. Transformada bilateral inversa de Laplace

La transformada bilateral inversa de Laplace permite revertir el proceso realizado por la transformada bilateral de Laplace. Esta se define como

$$\boxed{f(t) = \frac{1}{2\pi i} \lim_{T\to\infty} \int_{\gamma+iT}^{\gamma-iT} e^{st} F(s)\, ds} \tag{1.57}$$

Esta integral también es conocida como integral de Bromwich.

1.4. Ecuación de Langevin

Las ecuaciones de Langevin fueron las primeras ecuaciones diferenciales estocásticas en ser estudiadas y aplicadas como se vio en el estudio del movimiento Browniano. En general estas se pueden obtener de forma heurística al tomar una ecuación diferencial ordinaria

$$\frac{dx}{dt} = f(x,t) \tag{1.58}$$

y sumarle un término con ruido blanco (ruido gaussiano) dado por $q(x,t)\eta(x,t)$. En esta ecuación se define a $\eta(x,t)$ como el ruido blanco y a $q(x,t)$ como la magnitud del ruido.

Existen muchos tipos de ruido, pero, en general, se utiliza el ruido blanco por sus propiedades matemáticas. Para que el ruido sea considerado como blanco, este debe cumplir las siguientes propiedades:

1. $\langle \eta(x,t) \rangle = 0$
2. $\langle \eta(x,t)\eta(x,t+\tau) \rangle = \delta(\tau)$

La primera propiedad se pide para que al tomar el promedio de la ecuación diferencial estocástica se llegue a la ecuación determinista original. Por otra parte, la segunda propiedad se pide porque al tomar la autocorrelación como un delta de Dirac se puede suponer que las probabilidades de todos los eventos son independientes del tiempo.

En general una ecuación de Langevin se escribe como:

$$\boxed{\frac{dx}{dt} = f(x,t) + q(x,t)\eta(x,t)} \tag{1.59}$$

Para mayor información sobre las ecuaciones de Langevin se recomienda consultar [Gar04], [CKW04] y [Kam07].

1.5. Teorema de Wiener-Khinchin

Usualmente las ecuaciones de Langevin se resuelven utilizando el teorema de Wiener-Khinchin. En esta tesis se decidió utilizar el acercamiento más formal del cálculo de Itô. Aun así aquí se enuncia el teorema por completitud.

Sea $S(\omega)$ la densidad de potencia espectral y $G(\tau)$ la función de autocorrelación. Entonces el teorema de Wiener-Khinchin relaciona estas dos funciones por medio de la transformada de Fourier.

La densidad de potencia espectral se puede obtener como transformada de Fourier de la función de autocorrelación.

$$\boxed{S(\omega) = \frac{1}{2\pi}\int_{-\infty}^{\infty} e^{-i\omega\tau} G(\tau) d\tau} \tag{1.60}$$

Por otra parte, la función de autocorrelación se puede obtener como la transformada inversa de la densidad de potencia espectral.

$$\boxed{G(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} e^{i\omega\tau} S(\tau) d\omega} \tag{1.61}$$

Para mayor información sobre este teorema se recomienda consultar [Gar04].

1.6. Cálculo Estocástico de Itô

El cálculo estocástico es una rama especializada de las matemáticas que generaliza la teoría del cálculo desarrollado por Newton para poder operar sobre procesos estocásticos. Esta teoría es ampliamente utilizada en diferentes disciplinas como las finanzas, la física y la biología. En caso de que el lector esté interesado en estos temas se recomienda consultar [Jac10] y [Rö17].

1.6.1. Relación entre el ruido blanco y el proceso de Wiener

El ruido blanco se define como una función que cumple la siguientes dos propiedades:

1. $\langle \eta(x,t) \rangle = 0$
2. $\langle \eta(x,t)\eta(x,t+\tau) \rangle = \delta(\tau)$

Por otra parte, el proceso de Wiener se puede entender de forma intuitiva como un límite infinitesimal de una caminata aleatoria. Este proceso usualmente se denota con una W y su diferencial estocástico se denota como dW. El proceso de Wiener es un ejemplo clásico de una función que es continua en todos sus puntos pero no es diferenciable en ninguno de ellos.

Teniendo en cuenta estas dos definiciones se puede obtener una relación aproximada de carácter heurístico dada por:

$$\boxed{\eta(x,t) \approx \frac{dW}{dt}} \tag{1.62}$$

Esta es una aproximación y no una igualdad porque el proceso de Wiener no es diferenciable en ningún punto en el sentido clásico de la derivada. Aún así, la aproximación de Langevin es muy útil para la mayoría de los casos.

Siguiendo la siguiente equivalencia, toda ecuación de Langevin se puede transformar en una ecuación diferencial estocástica de Itô y viceversa

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x,t) + q(x,t)\eta(x,t) \\ dx &= f(x,t)dt + q(x,t)\eta(x,t)dt \\ dx &= f(x,t)dt + q(x,t)dW \end{aligned} \tag{1.63}$$

Es decir que

$$\boxed{\frac{dx}{dt} = f(x,t) + q(x,t)\eta(x,t) \iff dx = f(x,t)dt + q(x,t)dW} \tag{1.64}$$

Para mayor rigor y más detalles en la aproximación del ruido blanco como una derivada del proceso de Wiener se recomienda consultar [Jac10].

1.6.2. Álgebra de diferenciales de Itô

Sea $F(t,X(t))$ una función en donde X representa un proceso estocástico dependiente de un proceso de Wiener y t representa el tiempo. De forma general el proceso estocástico X se puede escribir como $dX = \mu(X(t),t)dt + \sigma(X(t),t)dW$.

Dado lo anterior se tiene que los diferenciales de Itô cumplen las siguientes propiedades.

1. $\boxed{(dW)^2 = dt}$
2. $\boxed{dWdt = 0}$
3. $\boxed{(dt)^2 = 0}$

De forma general se cumple que los diferenciales cumplen las siguientes propiedades.

1. $\boxed{(dW)^k = 0 \quad \text{para} \quad k > 2}$
2. $\boxed{(dW)^k dt = 0 \quad \text{para} \quad k > 1}$
3. $\boxed{(dt)^k = 0 \quad \text{para} \quad k > 1}$

Si el lector está interesado en las pruebas rigurosas de estas propiedades se recomienda consultar [Jac10] y [Rö17].

1.6.3. Lema de Îto

El lema de Itô puede ser entendido de forma intuitiva como una regla de la cadena para el cálculo sobre procesos estocásticos.

Teniendo en cuenta lo anterior para una función $F(X(t),t)$ que depende de un proceso estocástico $X(t)$ y el tiempo t, el lema o fórmula de Itô para la función $F(X(t),t)$ se expresa de la siguiente forma:

$$\boxed{dF = \frac{\partial F}{\partial t}dt + \frac{\partial F}{\partial X}dX + \frac{1}{2}\frac{\partial^2 F}{\partial X^2}(dX)^2} \tag{1.65}$$

Ahora, dado un proceso estocástico arbitrario

$$dX = \mu(X(t),t)dt + \sigma(X(t),t)dW \tag{1.66}$$

Se tiene que al elevarlo al cuadrado y usar las reglas del álgebra de los diferenciales de Itô se llega a que:

$$\begin{aligned}(dx)^2 &= \mu^2(dt)^2 + 2\mu\sigma dt dW + \sigma^2(dW)^2 \\ (dx)^2 &= 0 + 0 + \sigma^2 dt\end{aligned} \tag{1.67}$$

Teniendo en cuenta lo anterior se ve que el lema de Itô puede ser expresado como:

$$\boxed{dF = \left(\frac{\partial F}{\partial t} + \mu\frac{\partial F}{\partial X} + \frac{\sigma^2}{2}\frac{\partial^2 F}{\partial X^2}\right)dt + \sigma\frac{\partial F}{\partial X}dW} \tag{1.68}$$

Para mayores detalles con respecto al lema de Itô se recomienda consultar [Jac10] y [Rö17].

1.6.4. Fórmula de Feynman-Kac

La solución general de una ecuación diferencial parcial parabólica como la siguiente:

$$\begin{cases}\frac{\partial F(x,t)}{\partial t} + \mu(x,t)\frac{\partial F(x,t)}{\partial x} + \frac{\sigma^2(x,t)}{2}\frac{\partial^2 F(x,t)}{\partial x^2} - V(t,x)F(x,t) + K(x,t) = 0 \\ F(T,x) = \phi(x)\end{cases} \tag{1.69}$$

Puede ser encontrada utilizando la formula de Feynman-Kac. Esta se puede encontrar al dejar que $F(t,X)$ sea una solución donde:

$$\begin{cases}dX(s) = \mu(s,X(s))ds + \sigma(s,X(s))dW(s) \\ X(t) = x\end{cases} \tag{1.70}$$

Ahora, al usar el lema de Itô para una función $F(t,X)$ se tiene que:

$$dF = \left(\frac{\partial F}{\partial t} + \mu\frac{\partial F}{\partial x} + \frac{\sigma^2}{2}\frac{\partial^2 F}{\partial x^2}\right)dt + \sigma\frac{\partial F}{\partial x}dW \tag{1.71}$$

Adicionalmente, al notar que:

$$\left(\frac{\partial F}{\partial t}+\mu\frac{\partial F}{\partial x}+\frac{\sigma^2}{2}\frac{\partial^2 F}{\partial x^2}\right)=\left(V(t,x)F(t,X)-K(t,X)\right) \tag{1.72}$$

Se puede hacer una sustitución y llegar a:

$$dF=\left(V(t,x)F(t,X)-K(t,X)\right)dt+\sigma\frac{\partial F}{\partial x}dW \tag{1.73}$$

Por lo tanto al integrar y tomar el valor esperado se llega la fórmula general de Feynman-Kac

$$\boxed{F(t,x)=E\left[\phi(x_T)e^{-\int_t^T V(X_s,s)\,ds}+\int_t^T e^{-\int_t^r V(X_s,s)ds}K(X_r,r)dr\,\middle|\,X_t=x\right]} \tag{1.74}$$

Esta fórmula es una herramienta muy útil y poderosa para calcular y resolver las ecuaciones diferenciales parciales que aparecen al resolver procesos de Itô.

Es importante resaltar que la demostración que se dio de la formula de Feynman-Kac fue de carácter heurístico y no riguroso, pero para los propósitos de esta tesis es lo suficientemente clara e intuitiva.

Para mayores detalles se puede consultar [Rö17].

Capítulo 2

Teoría de juegos evolutiva

La teoría de juegos evolutiva es una disciplina que combina la teoría de evolución de poblaciones con la teoría de juegos económica. Esta última se enfoca en analizar la interacción entre varios jugadores para poder maximizar sus funciones de pago sin hacer suposiciones sobre el comportamiento de los demás jugadores. Para esto se toma la suposición de racionalidad, es decir, que todos los jugadores van a tomar decisiones que maximicen sus ganancias.

A diferencia de la teoría de juegos económica, la teoría de juegos evolutiva considera una población de jugadores con estrategias fijas que interactúan de manera aleatoria entre ellos. Adicionalmente, Las funciones de pago se interpretan como *"fitness"* y la acción de maximizar ganancias en el juego se traduce como un mayor éxito de reproducción. De esta forma se puede modelar la selección natural debido a que las mejores estrategias se reproducen más rápido que aquellas que no tienen un desempeño óptimo.

Es importante resaltar que los conceptos desarrollados en este capítulo se pueden generalizar a varias estrategias, pero por cuestiones del enfoque de la tesis en su mayoría se trabaja con 2 estrategias.

Para mayor información sobre estos temas se recomienda consultar [Smi82] y [Now06], debido a que la mayoría de ideas expuestas en este capitulo fueron tomadas de ahí.

2.1. Dinámica de selección dependiente de la frecuencia

En general, la función de *"fitness"* no es constante y depende de la frecuencia de la implementación de la estrategia por diferentes organismos. Por esta razón, es necesario formalizar el concepto de *"fitness"* de una forma matemática que permita entender su dependencia en términos de la frecuencia.

2.1.1. Dinámica de selección para dos estrategias

Dadas dos estrategias evolutivas A y B se define lo siguiente:

- x_A Frecuencia de la estrategia A
- x_B Frecuencia de la estrategia B
- $\vec{x} = (x_A, x_B)$ vector de frecuencia de estrategias de la población
- $f_A(\vec{x})$ Función de *"fitness"* de la estrategia A
- $f_B(\vec{x})$ Función de *"fitness"* de la estrategia B

Entonces la dinámica de selección para dos estrategias se puede escribir como un sistema de ecuaciones diferenciales dado por:

$$\dot{x_A} = x_A(f_A(\vec{x}) - \phi) \qquad \& \qquad \dot{x_B} = x_B(f_B(\vec{x}) - \phi) \tag{2.1}$$

Donde ϕ representa el *"fitness"* promedio y viene dado por

$$\boxed{\phi = x_A f_A(\vec{x}) + x_B f_B(\vec{x})} \tag{2.2}$$

Para eliminar el carácter vectorial de las funciones de *"fitness"* se utiliza el hecho de que la suma $x_A + x_B = 1$ lo que permite definir $x = x_A$ y $x_B = 1 - x$. Esto a su vez, permite expresar las funciones de *"fitness"* como $f_A(x)$ y $f_B(x)$.

Ahora, utilizando las definiciones anteriores, la ecuación (2.2) y la primera ecuación de (2.1) se tiene que la dinámica de selección se puede escribir como:

$$\begin{aligned}
\dot{x} &= x(f_A - \phi) \\
\dot{x} &= x(f_A - (xf_A + (1-x)f_B) \\
\dot{x} &= x(f_A - xf_A - (1-x)f_B) \\
\dot{x} &= x(f_A - xf_A - (f_B - xf_B)) \\
\dot{x} &= x(f_A - xf_A - f_B + xf_B) \\
\dot{x} &= x(f_A(1-x) - f_B(1-x)) \\
\dot{x} &= x(1-x)(f_A - f_B)
\end{aligned} \tag{2.3}$$

A continuación se enuncia este resultado para futuras referencias:

$$\boxed{\dot{x} = x(1-x)(f_A - f_B)} \tag{2.4}$$

Es importante notar que se llega al mismo resultado si en lugar de utilizar la primera ecuación de (2.1) se utiliza la segunda.

2.2. Juegos de dos jugadores

Dado un juego de dos jugadores con estrategias A y B, la matriz de pagos del juego se puede escribir como:

	A	B
A	a	b
B	c	d

Cuadro 2.1 Matriz de pagos de un juego genérico de dos estrategias

La forma adecuada de leer e interpretar esta matriz de pagos es la siguiente:

- A obtiene a cuando juega contra A
- A obtiene b cuando juega contra B
- B obtiene c cuando juega contra A
- B obtiene d cuando juega contra B

Teniendo en cuenta lo anterior se pueden obtener los pagos esperados para A y B respectivamente

$$f_A = ax_A + bx_B \qquad \& \qquad f_B = cx_A + dx_B \tag{2.5}$$

Es importante notar que estas ecuaciones toman como suposición que para el jugador la probabilidad de interactuar con A viene dada por x_A y la probabilidad de interactuar con B viene dada por x_B. Estas suposiciones implican que los jugadores se encuentran de forma aleatoria.

Entonces reemplazando las ecuaciones (2.5) en la ecuación (2.4) se llega a lo siguiente:

$$\begin{aligned}
\dot{x} &= x(1-x)(f_A - f_B) \\
\dot{x} &= x(1-x)((ax_A + bx_B) - (cx_A + dx_B)) \\
\dot{x} &= x(1-x)(ax_A + bx_B - cx_A - dx_B) \\
\dot{x} &= x(1-x)(ax + b(1-x) - cx - d(1-x)) \\
\dot{x} &= x(1-x)(ax + b - bx - cx - d + dx) \\
\dot{x} &= x(1-x)((a-b-c+d)x + b - d)
\end{aligned} \tag{2.6}$$

Este resultado es fundamental para entender la dinámica del replicador y el posterior desarrollo de esta tesis. Por esta razón se enuncia para futuras referencias.

$$\boxed{\dot{x} = x(1-x)((a-b-c+d)x + b - d)} \tag{2.7}$$

2.2.1. Tipos de estrategias para dos jugadores

La idea para entender los tipos de estrategias para dos jugadores es analizar las relaciones entre los valores a, b, c, d de la ecuación (2.7) e interpretarlos desde un punto de vista biológico.

- Si A domina a B, esto quiere decir que el *"fitness"* promedio de los jugadores con estrategia A siempre va a ser superior al *"fitness"* promedio de los jugadores con estrategia B. Esto quiere decir que después de una cantidad de tiempo razonable la población solo va a consistir de jugadores con estrategia A.

- Si B domina a A, esto quiere decir que el *"fitness"* promedio de los jugadores con estrategia B siempre va a ser superior al *"fitness"* promedio de los jugadores con estrategia A. Esto quiere decir que después de una cantidad de tiempo razonable la población solo va a consistir de jugadores con estrategia B.

- Si A y B son biestables, esto quiere decir que la mejor estrategia posible es utilizar la misma estrategia que el competidor esté utilizando.

- Si A y B coexisten, esto quiere decir que la mejor estrategia posible es utilizar la estrategia contraria a la que el competidor esté utilizando.

- Si A y B son neutrales, esto quiere decir que sin importar que estrategia se elija siempre se va a obtener la misma ganancia que el oponente. Por lo tanto, la selección natural no va a cambiar la composición de la población.

Matemáticamente los conceptos anteriores se pueden resumir como:

- A domina a B si: $a > c$ y $b > d$.
- B domina a A si: $a < c$ y $b < d$.
- A y B son biestables si: $a > c$ y $b < d$.
- A y B coexisten si: $a < c$ y $b > d$.
- A y B son neutrales si: $a = b$ y $b = d$.

2.3. Equilibrio de Nash

El equilibrio de Nash se puede definir de forma intuitiva como un estado del juego en el que ningún jugador tiene incentivos para cambiar de estrategia debido a que el hecho de no actuar genera un incremento en el beneficio asumiendo que todos los demás jugadores también se mantienen en su estrategia. Este es un concepto fundamental tanto en la teoría de juegos económica como en la teoría de juegos evolutiva.

En el caso específico de un juego genérico de dos estrategias como el que se representa en (2.1) los equilibrios de Nash se pueden obtener siguiendo las siguientes reglas:

- A es un equilibrio de Nash estricto si $a > c$
- A es un equilibrio de Nash si $a \geq c$
- B es un equilibrio de Nash estricto si $d > b$
- B es un equilibrio de Nash si $d \geq b$

2.4. Estrategia evolutivamente estable

Una estrategia evolutivamente estable se define como una estrategia que no puede ser desplazada por otra estrategia invasora en un ambiente específico. Este concepto fue desarrollado por John Maynard Smith en la segunda mitad del siglo XX. Para mayor información se recomienda revisar [Smi82].

De forma intuitiva esto se puede entender de la siguiente forma. Dada una población grande de jugadores con estrategia A se introduce un jugador invasor con estrategia B. Teniendo en cuenta esto, lo que se está buscando responder es ¿cuál es la condición para que

la selección se oponga a la invasión de la estrategia B en el ambiente que originalmente era de A?

Para un juego genérico de dos estrategias como el que se representa en (2.1) se dice que una estrategia es evolutivamente estable si se cumple alguna de las dos siguientes condiciones:

- $a > c$
- $a = c \quad \textbf{y} \quad b > d$

El hecho de que se cumpla alguna de estas dos condiciones garantiza que la selección natural se opondrá a la invasión de la estrategia B en el ambiente de A.

A continuación se enuncia un teorema clásico de la teoría de juegos evolutiva, en el cual el término *estrategia evolutivamente estable* se denotara como *ESS* por su traducción al ingles.

$$\text{Nash estricto} \implies \text{ESS} \implies \text{ESS débil} \implies \text{Nash} \tag{2.8}$$

2.5. Dinámica del replicador

Debido a los conceptos desarrollados en las secciones anteriores, ahora es posible hacer una deducción de la ecuación de la dinámica del replicador. Esta describe la selección dependiente de la frecuencia entre n diferentes fenotipos (entendidos como estrategias). Para esto se van a considerar los siguientes supuestos:

1. Existe una interacción entre n estrategias diferentes
2. El pago para una estrategia i al interactuar con una estrategia j esta dado por a_{ij}, donde esto último es una entrada de la matriz $A = [a_{ij}]$ de pagos.
3. Sea x_i la frecuencia de la estrategia i.
4. El pago esperado para la estrategia i está dado por $f_i(\vec{x}) = \sum_{j=1}^{n} x_j a_{ij}$
5. El pago promedio viene dado por $\phi(\vec{x}) = \sum_{i=1}^{n} x_i f_i$

Entonces, utilizando las suposiciones anteriores se puede ver que la ecuación del replicador es una generalización con n estrategias diferentes de las ecuaciones (2.1).

Por lo tanto la ecuación de la dinámica del replicador se puede expresar como:

$$\dot{x_i} = x_i(f_i(\vec{x}) - \phi(\vec{x})) \quad \text{donde} \quad i = 1, 2, ..., n \tag{2.9}$$

De manera equivalente se tiene que:

$$\boxed{\dot{x}_i = x_i(f_i(\vec{x}) - \phi(\vec{x})) \iff \dot{x}_i = x_i\left(\sum_{j=1}^{n} x_j a_{ij} - \sum_{i=1}^{n} x_i f_i\right)} \tag{2.10}$$

Como caso especial se puede ver que para $n = 2$ se tiene que la ecuación del replicador es:

$$\boxed{\dot{x} = x(1-x)((a-b-c+d)x+b-d)} \tag{2.11}$$

Lo cual confirma que la ecuación (2.10) es una generalización de la ecuación (2.7).

Capítulo 3

Modelos evolutivos basados en ecuaciones de tipo Langevin

3.1. Ecuación de Langevin para dos estrategias evolutivas genéricas

Como se vio en el capítulo anterior, dado un juego para dos estrategias genéricas se tiene que la ecuación de un único replicador viene dada por (2.11). Ahora, por comodidad se cambian las variables. Por lo tanto se tiene que:

$$\begin{aligned}
\frac{dy}{dx} &= y(1-y)((a-b-c+d)y+b-d) \\
\frac{dy}{dx} &= (a-b-c+d)y^2(1-x)+by(1-y)-dy(1-y) \\
\frac{dy}{dx} &= (a-b-c+d)(y^2-y^3)+b(y-y^2)-d(y-y^2) \\
\frac{dy}{dx} &= (a-b-c+d)y^2-(a-b-c+d)y^3+by-by^2-dy+dy^2 \\
\frac{dy}{dx} &= (-a+b+c-d)y^3+(a-2b-c+2d)y^2+(b-d)y
\end{aligned} \tag{3.1}$$

Entonces tomando $A=(-a+b+c-d)$, $B=(a-2b-c+2d)$ y $C=(b-d)$ se tiene la siguiente ecuación diferencial.

$$\frac{dy}{dx} = Ay^3+By^2+Cy \tag{3.2}$$

Ahora, a la ecuación anterior se le suma un término de ruido blanco $\eta(x,y)$ con magnitud $q(x,y)$. Es decir que se obtiene la siguiente ecuación de Langevin.

$$\boxed{\frac{dy}{dx} = (-a+b+c-d)y^3 + (a-2b-c+2d)y^2 + (b-d)y + q(x,y)\eta(x,y)} \tag{3.3}$$

3.2. Magnitud del ruido blanco

Para calcular de forma exacta la magnitud del ruido blanco es necesario utilizar conceptos del cálculo de Itô.

Dada la siguiente ecuación:

$$\frac{dy}{dx} = h(x,y) \tag{3.4}$$

Se utiliza el método de Langevin para obtener una ecuación diferencial estocástica donde $\eta(x,y)$ representa el ruido blanco y $q(x,y)$ la magnitud del ruido. Es decir

$$\frac{dy}{dx} = h(x,y) + q(x,y)\eta(x,y) \tag{3.5}$$

Adicionalmente, utilizando los conceptos desarrollados en el capítulo 1 se llega a que

$$dy = h(x,y)dx + q(x,y)dW \tag{3.6}$$

Dado que la ecuación anterior es estocástica, esta debe satisfacer el lema de Itô. Es decir

$$dy = \frac{\partial y}{\partial t}dt + \frac{\partial y}{\partial x}dx + \frac{1}{2}\frac{\partial^2 y}{\partial x^2}(dx)^2 \tag{3.7}$$

y por lo tanto se debe tener que

$$h(x,y)dx + q(x,y)dW = \frac{\partial y}{\partial t}dt + \frac{\partial y}{\partial x}dx + \frac{1}{2}\frac{\partial^2 y}{\partial x^2}(dx)^2 \tag{3.8}$$

Para que esta igualdad se cumpla es necesario que x sea un proceso estocástico, porque de otra forma $(dx)^2$ seria igual a 0 y solo se obtendría la regla de la cadena para funciones deterministas. Es decir que solo se tendría la ecuación diferencial original determinista.

Entonces se toma un proceso estocástico general descrito por:

$$dx = f(x)dt + g(x)dW \tag{3.9}$$

El lado derecho de la ecuación (3.8) es el lema de Itô y como se demostró en el capítulo 1 este se puede reescribir como (1.68).

Por lo tanto se tiene que:

$$h(x,y)dx+q(x,y)dW=\left(\frac{\partial y}{\partial t}+f(x)\frac{\partial y}{\partial x}+\frac{g^2(x)}{2}\frac{\partial^2 y}{\partial x^2}\right)dt+g(x)\frac{\partial y}{\partial x}dW \tag{3.10}$$

Ahora, reemplazando el dx en el lado izquierdo de la ecuación se llega a que:

$$\left(h(x,y)f(x)\right)dt+\left(h(x,y)g(x)+q(x,y)\right)dW=\left(\frac{\partial y}{\partial t}+f(x)\frac{\partial y}{\partial x}+\frac{g^2(x)}{2}\frac{\partial^2 y}{\partial x^2}\right)dt+\left(g(x)\frac{\partial y}{\partial x}\right)dW \tag{3.11}$$

Entonces, al comparar los términos con dt se obtiene:

$$\boxed{h(x,y)f(x)=\frac{\partial y}{\partial t}+f(x)\frac{\partial y}{\partial x}+\frac{g^2(x)}{2}\frac{\partial^2 y}{\partial x^2}} \tag{3.12}$$

y al comparar los términos con dW se obtiene:

$$\boxed{h(x,y)g(x)+q(x,y)=g(x)\frac{\partial y}{\partial x}} \tag{3.13}$$

Este sistema de ecuaciones diferenciales parciales acopladas permiten el cálculo de la magnitud del ruido $q(x,y)$ de forma general.

3.2.1. Magnitud del ruido blanco independiente del tiempo

Existen varias formas de solucionar este sistema de ecuaciones pero debido a que se quieren aplicar a la ecuación de un único replicador se pueden hacer un par de suposiciones que simplifican los cálculos.

Dado que la ecuación clásica de un único replicador no depende del tiempo se puede suponer sin pérdida de generalidad que $\frac{\partial y}{\partial t}=0$. Esto permite pasar de un sistema acoplado de ecuaciones diferenciales parciales a un sistema acoplado de ecuaciones diferenciales ordinarias.

Ahora, utilizando la notación de subíndices para indicar las derivadas, se llega a

$$hf = fy_x + \frac{g^2}{2} y_{xx} \tag{3.14}$$

y

$$y_x = h + \frac{q}{g} \tag{3.15}$$

Entonces notamos que $g(x)$ necesariamente debe ser diferente de 0 porque de otra forma la magnitud del ruido $q(x,y)$ tendría que ser igual a 0 (para evitar que no esté definido) y por lo tanto la ecuación de Langevin simplemente ser reduciría al caso de una ecuación diferencial ordinaria.

Ahora, derivamos la ecuación 3.15 con respecto a x de forma que se obtiene

$$y_{xx} = h_x + \frac{q_x g - q g_x}{g^2} \tag{3.16}$$

Ahora, reemplazando las ecuaciones 3.15 y 3.16 en la ecuación 3.14 se llega a

$$hf = f\left(h + \frac{q}{g}\right) + \frac{g^2}{2}\left(h_x + \frac{q_x g - q g_x}{g^2}\right) \tag{3.17}$$

Distribuyendo

$$hf = fh + \frac{f}{g} q + \frac{g^2 h_x}{2} + \frac{g}{2} q_x - \frac{g_x}{2} q \tag{3.18}$$

Simplificando

$$0 = \frac{f}{g} q + \frac{g^2 h_x}{2} + \frac{g}{2} q_x - \frac{g_x}{2} q \tag{3.19}$$

Reorganizando

$$0 = \frac{g}{2} q_x + \left(\frac{f}{g} - \frac{g_x}{2}\right) q + \left(\frac{g^2 h_x}{2}\right) \tag{3.20}$$

Equivalentemente

$$0 = q_x + \left(\frac{2f}{g^2} - \frac{g_x}{g}\right) q + \left(g h_x\right) \tag{3.21}$$

Definiendo

- $M(x) = \frac{2f}{g^2} - \frac{g_x}{g}$

- $N(x) = gh_x$

Se llega a las siguiente ecuación diferencial ordinaria

$$0 = q_x + M(x)q + N(x) \tag{3.22}$$

Definida $\forall x \in R$.
La solución general de esta se obtiene utilizando la técnica del factor integrante.

$$q(x) = Ke^{-\int M(x)dx} - e^{-\int M(x)dx}\left(\int N(x)e^{\int M(x)dx}dx\right) \tag{3.23}$$

Para simplificar esta solución se hacen las siguientes observaciones

- $e^{-\int M(x)dx}e^{-\int \frac{2f}{g^2}-\frac{g_x}{g}dx} = ge^{-\int \frac{2f}{g^2}dx}$
- $e^{\int M(x)dx} = e^{\int \frac{2f}{g^2}-\frac{g_x}{g}dx} = g^{-1}e^{\int \frac{2f}{g^2}dx}$

Por lo tanto

$$\boxed{q(x) = ge^{-\int \frac{2f}{g^2}dx}\left(K - \int h_x e^{\int \frac{2f}{g^2}dx}dx\right)} \tag{3.24}$$

La cual se puede interpretar como la magnitud exacta del ruido blanco de la ecuación de Langevin.

3.3. Ecuación de Langevin de la dinámica del replicador para dos estrategias

Ahora se procede a utilizar la ecuación (3.24) reemplazando los respectivos valores de la ecuación de la dinámica del replicador.

$$\frac{dy}{dx} = Ay^3 + By^2 + Cy + q(x,y)\eta(x,y) \iff dy = (Ay^3 + By^2 + Cy)dx + q(x,y)dW \tag{3.25}$$

$$h(x,y) = Ay^3 + By^2 + Cy \implies \frac{\partial h(x,y)}{\partial x} = 0 \tag{3.26}$$

Entonces

$$q(x) = Kg(x)e^{-\int \frac{2f(x)}{g(x)^2}dx} \tag{3.27}$$

Por lo tanto, la ecuación de Langevin general de un único replicador para dos estrategias independiente del tiempo es

$$\boxed{dy = (Ay^3 + By^2 + Cy)dx + Kg(x)e^{-\int \frac{2f(x)}{g(x)^2}dx}dW} \tag{3.28}$$

3.3.1. Interpretación de la ecuación de Langevin de la dinámica del replicador para dos estrategias

Dada una ecuación de Langevin general, los siguientes términos pueden ser interpretados como sigue:

- $h(x,y) \longrightarrow$ Término determinista de la ecuación diferencial original.
- $q(x,y) \longrightarrow$ Magnitud del ruido blanco.
- $f(x) \longrightarrow$ Señal (función que transmite información sobre algún fenómeno).
- $g(x) \longrightarrow$ Magnitud del ruido blanco de la señal.

Por lo tanto la ecuación de Langevin de la dinámica del replicador para dos estrategias

$$dy = (Ay^3 + By^2 + Cy)dx + C_1\left(g(x)e^{-2\int \frac{f(x,t)}{g^2(x)}dx}\right)dW \tag{3.29}$$

Se puede interpretar como un modelo del cambio en los fenotipos de un organismo a lo largo del tiempo.

Cada término de forma individual se puede interpretar como:

- $h(x,y) \longrightarrow$ Término determinista de la ecuación de un único replicador
- $q(x,y) \longrightarrow$ Magnitud del ruido blanco.
- $f(x) \longrightarrow$ Señal evolutiva (Selección natural)
- $g(x) \longrightarrow$ Magnitud del ruido blanco de la señal evolutiva.

3.3.2. Algunos casos especiales de interés biológico

La magnitud del ruido de la ecuación de Langevin de un único replicador es $q(x) = Kg(x)e^{-\int \frac{2f(x)}{g(x)^2}dx}$. Sabiendo esto, se desarrollan algunos casos que pueden ser de interés biológico. Estos deberán ser confirmados por medio de experimentos en futuro, dado que esto no hace parte de este proyecto de grado.

Caso análogo a la magnitud del ruido genético

El proceso estocástico subyacente en el ruido blanco viene dado por:

$$g(x) = \sqrt{x} \quad \& \quad f(x) = x \tag{3.30}$$

Es decir que

$$\begin{aligned} q(x) &= K\sqrt{x}e^{-2\int \frac{x}{(\sqrt{x})^2}dx} \\ &= K\sqrt{x}e^{-2\int \frac{x}{x}dx} \\ &= K\sqrt{x}e^{-2\int dx} \\ &= K\sqrt{x}e^{-2x} \end{aligned} \tag{3.31}$$

En este caso la ecuación de Langevin correspondiente sería:

$$dy = (Ay^3 + By^2 + Cy)dx + (C_1\sqrt{x}e^{-2x})dW \tag{3.32}$$

Caso para $g(x)$ y $f(x)$ constantes

El caso en que el proceso estocástico subyacente es constante viene dado por:

$$g(x) = \alpha \quad \& \quad f(x) = \beta \tag{3.33}$$

Este se toma por simplicidad matemática. Es decir que:

$$\begin{aligned} q(x) &= K\alpha e^{-2\int \frac{\beta}{\alpha^2}dx} \\ &= K\alpha e^{-2\frac{\beta}{\alpha}\int dx} \\ &= \gamma e^{-\varepsilon x} \end{aligned} \tag{3.34}$$

En los cálculos anteriores se definieron las constantes $K\alpha = \gamma$ y $2\frac{K_\beta}{\alpha=\varepsilon}$

En este caso la ecuación de Langevin correspondiente sería:

$$dy = (Ay^3 + By^2 + Cy)dx + (\gamma e^{-\varepsilon x})dW \tag{3.35}$$

Caso para cancelar las funciones exponenciales

Este caso se toma por interés matemático debido a que permite cancelar la función exponencial. Para mayor generalidad se toma $f(x)$ como una constante arbitraria.

$$g(x,t) = \sqrt{x} \quad \& \quad f(x,t) = \alpha \tag{3.36}$$

Es decir que

$$\begin{aligned} Q &= K\sqrt{x}e^{-2\int \frac{k}{(\sqrt{x})^2}dx} \\ &= K\sqrt{x}e^{-2\alpha \int \frac{1}{x}dx} \\ &= K\sqrt{x}e^{-2\alpha \ln(x)} \\ &= K\sqrt{x}e^{\ln(x^{-2\alpha})} \\ &= Kx^{-2\alpha}\sqrt{x} \\ &= K\frac{\sqrt{x}}{x^{2\alpha}} \\ &= Kx^{\frac{1-4\alpha}{2}} \end{aligned} \tag{3.37}$$

En este caso la ecuación de Langevin correspondiente sería:

$$dy = (Ay^3 + By^2 + Cy)dx + (Kx^{\frac{1-4\alpha}{2}})dW \tag{3.38}$$

3.4. Conclusiones

Se hizo un planteamiento de un modelo matemático estocástico de la evolución fenotípica para dos estrategias evolutivas a partir de la dinámica del replicador y de una ecuación de Langevin asociada. Este modelo viene dado por:

$$\boxed{dy = (Ay^3 + By^2 + Cy)dx + K\left(g(x)e^{-2\int \frac{f(x)}{g^2(x)}dx}\right)dW} \tag{3.39}$$

Para plantear esta ecuación se encontró una forma analítica general de calcular la magnitud del ruido blanco independiente del tiempo. Este es un resultado nuevo que posteriormente será publicado en revistas científicas indexadas. Esta fórmula viene dada por:

$$\boxed{q(x) = g(x)e^{-\int \frac{2f(x)}{g(x)^2}dx}\left(K - \int \frac{\partial h(x,y)}{\partial x}e^{\int \frac{2f(x)}{g(x)^2}dx}dx\right)} \tag{3.40}$$

La forma de la solución de la magnitud del ruido blanco independiente del tiempo se asemeja mucho a la fórmula de Feynman-Kac (1.74). Por esta razón, en un principio se consideró que la solución general de la magnitud del ruido blanco dependiente del tiempo se podría expresar en términos de la fórmula de Feynman-Kac. Esta hipótesis se demostró matemáticamente y posteriormente también será publicada en revistas científicas indexadas. Aún así, la versión de la fórmula general de la magnitud del ruido blanco dependiente del tiempo no se encuentra en este documento porque no era necesaria para plantear el modelo estocástico de la evolución fenotípica, debido a que solo se necesitaba un caso especial de la fórmula general.

En un futuro se harán simulaciones y experimentos para comprobar la validez del modelo estocástico de evolución fenotípica, la fórmula general de la magnitud del ruido blanco independiente del tiempo y la fórmula general de la magnitud del ruido blanco dependiente del tiempo. A su vez se quiere generalizar el modelo estocástico de la evolución fenotípica para el caso general de n estrategias evolutivas.

Bibliografía

[Aco22] Gabriel Tellez Acosta. *Métodos Matematicos*. Ediciones Uniandes, 2022.

[CKW04] William Coffey, Yuri Kalmykov, and John Wladron. *The Langevin Equation*. World Scientific Publishing, 2004.

[DS12] Morris DeGroot and Mark Schervish. *Probability and Statistics*. Addison-Wesley, 2012.

[Gar04] Crispin Gardiner. *Handbook of Stochastic Methods*. Springer-Verlag, 2004.

[Jac10] Kurt Jacobs. *Stochastic Processes for Physicists*. CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS, 2010.

[Kam07] N. G. Van Kampen. *Stochastic Processes in Physics and Chemistry*. North-Holland Personal Library, 2007.

[Nor20] William Norman. *Evolutionary Game Dynamics and the Moran Model*. PhD thesis, Department of Mathematics Uppsala University, 2020.

[Now06] Martin A. Nowak. *Evolutionary Dynamics*. Harvard University Press, 2006.

[Rö17] Jan R. M. Röman. *Analytical Finance: Volume I*. Palgrave Macmillan, 2017.

[Smi82] John Maynard Smith. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, 1982.